AMEA-nın Xəbərləri (biologiya və tibb elmləri), cild 69, №2, səh. 115-122 (2014)

İcmal məqalə

Rubisko aktivaza: Strukturu, Ekspressiyası Və Tənzimləyici Rolu

Ş.M. Bayramov

AMEA Botanika İnstitutu, Badamdar şossesi,40, Bakı AZ1073, Azərbaycan;
E-mail: sbayramov@hotmail.com

Ribuloza-bisfosfat karboksilasa/oksigenaza (Rubisko) aktivaza rubiskonun aktiv mərkəzlərindən sıx birləşmiş ingibitorları azad etmək üçün ATF-in hidroliz enerjisindən istifadə edir və bitkilərdə fotosintesin tənzimlənməsində mühüm rol oynayır. Rubisko aktivaza fermenti təbiətdə ən çox rast gəlinən və CO_2 qazının fotosintetik assimilyasiyasının ilkin reaksiyasını kataliz edən Rubisko fermentinin aktivləşməsi reaksiyasınını kataliz edərək, bitkilərin böyüməsini tənzimləyir. Təqdim olunan icmalda Rubisko aktivazanın Rubisko fermentının katalitik fəallığının bərpasında rolu, onun struktur-funksional təşkili, izoformalarının genlərinin ekspressiyası, sutkalıq tsikldən və istilik stresindən asılı olaraq zülallarının miqdarının tənzimlənmə mexanizmiləri haqqında məlumat verilir. Fotosintezin effektivliyini artırmaqla dənli bitkilərin məhsuldarlığının yüksəldilməsində Rubisko aktivazanın mümkün rolu müzakirə olunur.

Açar sözlər: *Fotosintez, Rubisko, Rubisko aktivaza, ekspressiya, tənzimlənmə, istilik stresi*

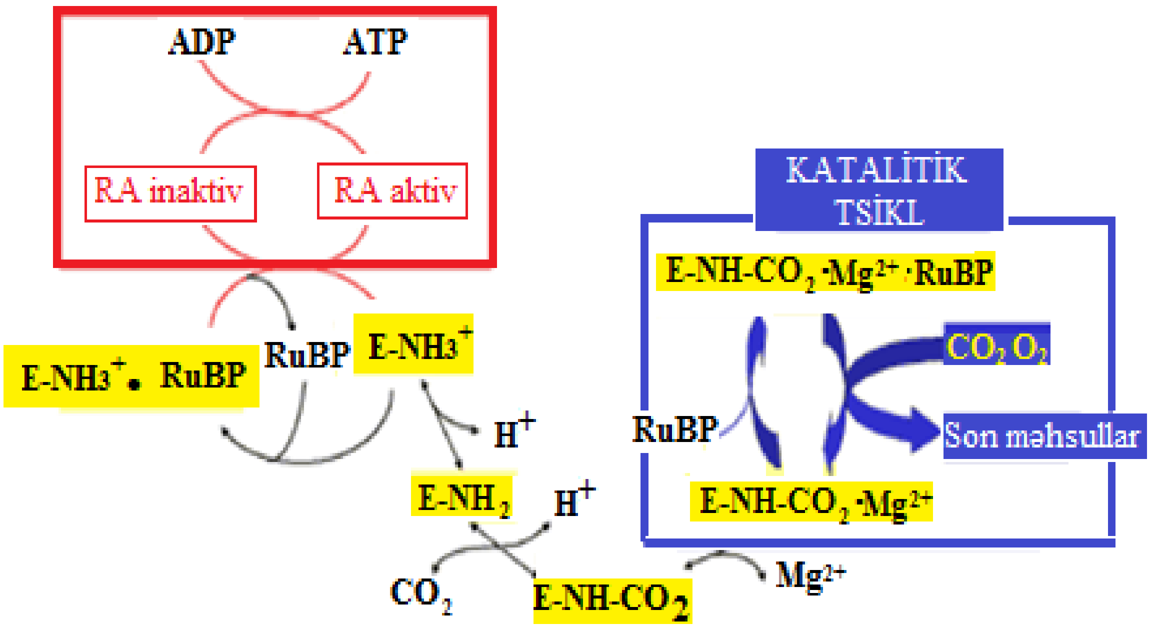
Yer üzərində həyat yaranan gündən, yəni təxminən 3,5 milyard il bundan əvvəl karbon qazı (CO_2) bioloji metabolizmin əsas komponenetinə çevrilmişdir. Karbonun Kalvin tsikli yolu ilə assimilyasiyası qeyri-üzvi karbonun biosferə daxil olmasının ilkin yolunu xarakterizə edir (Tabita et al. 2007). Günəş enerjisi vasitəsi ilə bitkilər atmosferdəki karbon qazını mənimsəyir və beləliklə, üzvi birləşmələrin əmələ gəlməsi və fotosintetik orqanizmlərin böyümə və çoxalması məqsədilə enerji saxlayan molekullar sintez etmək üçün şərait yaranır. CO_2-nın fiksasiyası üçün əsas cavabdeh ferment olan Rubisko oksigenli fotosintezin mövcud formalarının hamısında iştirak edir. Bütün yaşıl bitkilərin həyat fəliyyəti Rubiskodan çox asılıdır. Bu ferment CO_2-ni fotosintetik yolla fiksasiya etməklə hüceyrədəki bütün üzvi karbonu əldə etməyə imkan verir. Rubisko (TƏ 4.1.1.39) karbonun fotosintetik assimilyasiyasında ilkin reaksiyanı kataliz edir. Bu zaman ribulozo-1,5-bisfosfat CO_2 qazı ilə birləşərək, iki molekul 3-fosfoqliserin turşusuna çevrilir (Lorimer, Miziorko, 1981). Yarpaqdakı zülaların 30-50%-ni təşkil edən Rubisko təbiətdə ən çox rast gəlinən zülaldır (Ellis, 1979). Lakin Rubisko çox aşağı katalitik aktivliyə malik olduğu üçün (ali bitkilərdə adətən saniyədə 3-5 dövr) fotosintetik orqanlarda olan üzvi azotun böyük miqdarının onun tərkibində olmasına zərurət yaranmışdır. Buna görə Rubiskonun ekspressiya səviyyəsi və onun miqdarı bitkilərdə üzvi azotun səmərəli istifadə effektivliyinə güclü təsir göstərir. Eləcə də, bir sıra tədqiqatlarda Rubiskonun C_3- və C_4- bitkilərdə fotosintezin sürətini məhdudlaşdıran əsas amil olduğu göstərilmişdir (Stitt & Schultze, 1994; Zhu et al., 2010).

Fotosintezin C_3 yolunda CO_2-nın assimilyasiyasının ilkin mərhələsi Rubisko ilə kataliz olunur. Lakin Rubisko öz katalitik mərkəzində O_2 ilə də qarşılıqlı təsirdə olaraq (oksigenaza reaksiyası) fototənəffüsə gətirib çıxarır ki, bu da fotosintezi fotoinaktivasiya olunmaqdan qoruyur (Osmond və Grace, 1995). Ali bitkilərdə, siyanobakteriyalarda və yaşıl yosunlarda Rubisko əsas heksadekamer formada olub, səkiz böyük və səkiz kiçik subvahidlərdən təşkil olunur. Böyuk suvahidlərin molekul kütləsi 52-55 kDa, kiçik subvahidlərin molekul kütləsi isə 13-17 kDa arasında dəyişir. Rubiskonun böyük subvahidi xloroplast genomu tərəfindən kodlaşdırılır və fermentin katalitik fəallığında iştirak edir. Nüvə genomunda multigenlərlə kodlaşdırılan kiçik subvahidin fizioloji rolu tam müəyyənləşdirilməsə də, onun tənzimləyici funksiya daşıdığı fərz edilir. Böyük subvahidlərdən birinin başlanğıc hissəsi ilə digərinin sonluğu birləşərək dimer əmələ gətirirlər. Kiçik subvahidlər isə böyük subvahidlərin N-sonluq hissəsində papaq kimi oturur. Fermentin kiçik subvahidləri CO_2-nın fiksasiyasında birbaşa iştirak etməsələr də, fermentin maksimal fəallıq göstərməsində və sturukturunun stabilliyinin saxlanılmasında vacib rol oynamaqlarıı fərz edilir (Andersson and Backlund, 2008; Whitney et al., 2011). Rubiskonun müxtəlif izoformaları arasında yalnız 30% homologiya olmasına baxmayaraq, onların hamısının ikinci quruluşunda α/β lövhələri əmələ gətirən konservativ β struktur mövcuddur. Bu struktur N-sonluq domendən (təqribən 150 amin turşusu qalığı) və daha böyük C-sonluq domendən (təqribən 320 amin turşusu qalı-

ğı) ibarətdir. Bu dimerdə böyök subvahidlərin bir-biri ilə qarşılıqlı əlaqəyə girdiyi sahələrdə fermentin fəal mərkəzləri yerləşmiş olur. Yüksək dərəcədə konservativ katalitik amin turşu qalıqları, əsasən α/β lövhələr olan domendə yerləşir. Katalizdən əvvəl Rubisko fermenti aktivləşməsi üçün konservativ aktiv mərkəzdə yerləşən lizin aminturşu qalığı (bir çox bitki Rubiskolarının böyük subvahidlərində bu subvahidin amin turşu ardıcılığında 201 yerdə olur) CO_2 molekulu ilə reaksiyaya girərək karbomat əmələ gətirir, sonra isə Mg^{2+} ionunu birləşdirməklə kompleksdə stabilləşmə baş verir (Andersson and Backlund, 2008). CO_2 və Mg^{2+} iştirak etdikdə karbamilləşmə spontan olaraq baş verir. Lakin Kalvin tsikilinin təqribən hər yüzüncü katalitik dövranında əmələ gələn ksilüloza-1,5-bisfosfat daxil olmaqla bir sıra şəkər fosfatları (Edmondsonet al., 1990; Portis, 2003), eləcədə ribulozo-1,5-bisfosfatın və başqa şəkər fosfatlarının artıq miqdarı bu prosesi zəiflədir (Spreitzer and Salvucci, 2002; Portis, 2003). "Katalitik şaperon" olan Rubisko aktivaza bu şəkər fosfatlarının Rubiskonun aktiv mərkəzindən ayrılmasına yardım etməklə spontan olaraq yenidən karbamilləşməyə imkan yaradır (Portis, 2003). Bəzi bitki növlərində 2-karboksiarabinitol-1-fosfatın iştirak etdiyi digər bir posttranslasiya tənzimləmə mexanizmi də fəaliyyət göstərir. Bu qeyri-adi şəkər fosfatı Rubiskonun aktivliyini zəiflətsə də, fermentin proteazalara qarşı müdafiəsini təmin edə bilir (Parry et al., 2003, Parry et al., 2008). Rubiskonun aktivliyi bir sıra inhibitorlardan asılı olaraq da tənzimlənir. Rubisko aktivaza fermenti Rubiskonun aktiv mərkəzini inhibitorlardan azad edir və növbəti katalizə imkan yaradır. Son zamanlar belə bir fikir söylənilir ki, Rubiskonun aktivliyi maksimal məhsuldarlığı təmin edəcək səviyyədə tənzimlənməmişdir və onun aktivliyinin tənzimlənməsində iştirak edən Rubisko-aktivaza bu istiqamətdə aparılacaq tədqiqatların əsas hədəfi ola bilər (Parry et al., 2008).

Rubisko aktivaza fermenti ilk dəfə böyüməsi üçün karbon qazının yüksək qatılığını tələb edən Arabidopsisin (*Arabidopsis thaliana*) *rca* mutantının analizi zamanı identifikasiya edilmişdir (Salvucci et al., 1985). *In vitro* tədqiqatlar göstərmişdir ki, Rubisko aktivazanın fəaliyyəti üçün ATF tələb olunur və o şəkər fosfatlarını Rubiskonun aktiv saytından kənarlaşdırır. İlkin olaraq Mate et al. (1996) Rubisko aktivazanın təsir mexanizmini əks etdirən model təklif etmişdır (Şəkil). Bu modelə görə, Rubisko aktivaza Rubisko zülalının strukrurunda katalitik mərkəzdə olan və adətən liqandları əhatə edən qapalı polipeptid həlqələrin açılmasınında iştirak edir. Belə bir hipotez irəli sürülür ki, Rubisko aktivaza ATF-in hidrolizi ilə aktivləşdikdə zülalın strukturundakı qapalı həlqələrə görə Rubiskonu tanıyır və onun aktiv mərkəzinə birləşir. Nəticədə həlqələr açılır, liqandlar azad olur və aktivaza öz inaktiv formasına qayıdar.

Belə bir mühüm funksiya nəticəsində Rubisko aktivaza Rubiskonun katalitik cəhətdən uyğun olan aktiv mərkəzlərinin miqdarını təyin edir. Rubisko aktivazanın fəaliyyəti üçün ATF zəruridir və ADF isə bu fermentin ingibitoru hesab olunur. Bu səbəbdən xloroplastlarda ATF/ADF nisbətinə təsir göstərən şərait Rubisko aktivazaya və bununla da Rubiskonun aktivliyinə təsir edir. Rubisko aktivazaya spesifiklik xasdır; belə ki, Solanaceae fəsiləsinin növlərində (məs. tütün, pomidor, petuniya) olan Rubisko aktivaza bu fəsilədən olmayan



Şəkil. Rubikonun Rubisko aktivaza ilə modulyasiyasının sxemi (Mate et al., 1996).

niya) olan Rubisko aktivaza bu fəsilədən olmayan bitkilərdəki, o cümlədən yaşıl yosun olan *Chlamydomonas reinhardtii*-də olan Rubisko üçün qeyri-effektiv aktivatordur və əksinə (Wang et al., 1992).

Solanaceae fəsiləsinə aid olmayan kreozotdan (*Larreatri dentata*) ayrılmış Rubisko aktivazanın C-domeninin əsas hissəsinin kristallarının 1.9Å ölçüdə rentgen struktur analizi göstərmişdir ki, zülalın ikinci qurluşu kanonik dörd spiraldan ibarətdir. Onun avara bənzər uzantısında 9 burulmuş spiral qeyri-nizamlı strukturu olan peptid zənciri ilə birləşmişdir. "Avarın" uc hissəsinə yaxın yerləşən Lys-313 və Val-316 qalıqları Rubiskonun növ-spesifik tanınmasında iştirak edirlər (Henderson et al., 2011). Lakin Solanaceae fəsiləsinə aid olan tütündə bu uzun spiral qısa ilgək ilə birləşmiş iki α-spiralla əvəz olunmuşdur. Tütün bitkisində spesifikliyə təsir göstərən amin turşu qalığı kiçik və daha uzaqda olan spiralda yerləşdiyi yaxın vaxtda göstərilmişdir (Stotz et al., 2011). Bu mexanizmə görə Rubisko aktivaza Rubiskonun qapalı inaktiv konformasiyasını destabilləşdirir. Tütün bitkisində olan Rubisko aktivazanın rentgen strukturuna əsaslanan modelə görə, o Rubiskonun 6-cı ilgəyinin C-sonluğunun yerini dəyişir və nəticədə fermentin aktiv mərkəzi açılır.

Öyrənilən bitki növlərinin çoxunda Rubisko aktivazanın alternativ splaysinq vasitəsilə eyni bir gendən əmələ gəlmiş və ya ayrı-ayrı genlərlə kodlaşmış iki izoformadan ibarət olduğu göstərilmişdir (Werneke et al., 1989; Portis, 2003). Bəzi bitki növlərində Rubisko aktivazanın bir-birindən molekul kütləsinə görə fərqlənən iki uzun (α) və qısa (β) izoformaları ekspressiya olunur (Spreitzer and Salvucci, 2002). kDNT və uyğun genom DNT-si ardıcıllıqlarının analizi göstərmişdir ki, düyüdə olan Rubisko aktivazanın iki izoforması arasında uzun polipeptidində onun karboksil sonluğuna 33 amin turşuqalığının əlavəsi və zəncirin digər sahələrində 5 amin turşu qalığının əvəzləməsi istisna olmaqla 99% bir-biri ilə eyniyyət təşkil edirlər (To et al.,1999). Arpa bitkisinin yarpaqlarında Rubisko aktivazanın polipeptidi iki müxtəlif genlə kodlaşır və bu iki Rubisko aktivazanın geninin transkripsiya sürəti arpa yarpaqlarının inkişaf fazalarından asılı olaraq fərqli dəyişdiyi göstərilmişdir. Qarğıdalıda iki müxtəlif genlər tərəfindən kodlaşan iki Rubisko aktivaza polipeptidinin expressiya olunduğu göstərilmişdir (Ayala-Ochoa et al., 2004). Rubisko aktivazanın uzun izoformasının aktivliyi tioredoksinf vasitəsilə redoks tənzimlənir (Zhang and Portis, 1999, Zhang et al., 2002) və bu tənzimlənməyə səbəb karboksil sonluğunda bir-birinə yaxın yerləşən iki sisteyin qalığının olması ilə nukleotid birləşdirən sahə arasındakı qarşılıqlı təsirin olduğu qeyd olunur. Rubisko aktivazanın uzun izoforması tioredoksin vasitəsilə redoks tənzimlənməyə məruz qaldığı üçün ATF/ADF səviyyələrinin və xloroplastların redoks potensialından asılı olduğundan onların azalması fermentin aktivliyinin və bunu isə öz növbəsində Rubiskonun aktivliyinin azalmasına gətirib çıxardığı bir sıra tədqiqatlarda göstətilmişdir (Zhang və Portis, 1999; Spreitzer və Salvucci, 2002; Zhang et al., 2002). Lakin bəzi növlərdə (məs. tütün, pomidor və qarğıdalı) Rubisko aktivazanın yalnız redoks tənzimlənməyə məruz qalmayan qısa izoforması ekspressiya olunduğu göstərilmişdir. İki Rubisko aktivaza izoformasının ekvivalent miqdarını alternativ splaysinq yolu ilə ekspressiya edən Arabidopsis və ispanaqdan fərqli olaraq, düyü bitkisinin yarpaqlarında istər mRNT, istərsə də zülal səviyyəsində qısa izoformanın miqdarı uzun izoformadan çox olur. Güman edilir ki, düyü yarpaqlarında Rubisko aktivaza izoformalarının müxtəlif miqdarda olması alternativ splaysinq effektivliyinin müxtəlifliyindən irəli gəlir. Bu iki izoformanın zülal miqdarının müxtəlifliyi onların fizioloji əhəmiyyətinin müxtəlifliyinin göstəricisi hesab olunur. Müxtəlif temperaturlarda Rubiskonun ilkin aktivliyi həll olan Rubisko aktivazanın qısa izoformasının miqdarından çox asılı olduğu göstərilmişdir (To et al., 1999).

Rubisko aktivazanın *in vivo* fəaliyyəti onun monomerləri və Rubisko arasında yüksək dərəcədə nizamlı olan qarşılıqlı təsirlərdən asılır (Salvucci et al., 1987; Portis et al., 2008). Lakin optimal fotosintez üçün tələb olunan temperaturdan bir qədər yüksək temperaturlarda bu qarşılıqlı təsirlər baş vermir (Crafts-Brandner and Law, 2000), lakin yenidən optimal temperatura qayıtdıqda bu qarşılıqlı təsirlər bərpa olunur (Salvucci, 2008). Temperatur optimaldan xeyli yüksək olduqda Rubisko aktivaza monomerləri adətən yüksək molekullu formalar və ya həll olmayan aqreqatlar əmələ gətirir ki, bu da onun denaturasiya olunduğunu göstərir (Feller et al., 1998; Law and Crafts-Brandner, 1999; Rokka et al., 2001). Lakin aqreqat əmələ gətirmiş və ya qismən nativ strukturu pozulmuş Rubisko aktivazanın sonradan aktivliyini bərpa edə bilməsi yoxsa *in vivo* deqradasiya olması aydın deyildir.

Rubisko aktivaza geninin ekspressiyasının gün ərzində dəyişdiyi bir cox tədqiqat işlərində göstərilmişdir (Law and Crafts-Brandner, 2001). Rubiskoaktivaza zülalının sintezi ilə ontogenezdə bitkinin stresə cavab olaraq transkriptin miqdarındakı dəyişikliklərlə tənzimləndiyi hələ ilkin tədqiqatlada göstərilmişdir (Zielinski et al., 1989). Həmçinin Rubiskoaktivaza zülalının miqdarının normal temperaturlarda Rubiskonun aktivləşməsi üçün tələb olunan səviyyədən çox olduğu göstərilmişdir (Yamori and von Caemmerer, 2009). Rubiskonun ali bitkilərdə yüksək temperaturlarda çox stabil olduğu, lakin *in vitro* şəraitində 33ºC

temperaturda qeyri-stabil vəziyyətə keçdiyi göstərilmişdir (Eckardt and Portis, 1997; Crafts-Brandner et al.,1997). Belə fərz edilir ki, Rubisko aktivaza yüksək temperaturun fotosintezə ingibitor kimi təsir göstərdiyi birinci mərhələdə iştirak edir (Feller et al.,1998; Law and Crafts-Brandner, 1999). Hətta gen mühəndisliyi yolu ilə Rubisko aktivazanın miqdarı xeyli azaldıqda belə, optimal inkişaf şəraitində transformasiya olunmuş bitkilərdə fotosintezin sürəti və ya Rubiskonun aktivləşmə vəziyyəti əhəmiyyətli dərəcədə dəyişmir (Zhang et al., 2002; Yamori and von Caemmerer, 2009). Lakin orta dərəcəli istilik stresinə məruz qaldıqda Rubisko aktivazanın miqdarının cüzi azalması belə Rubiskonun deaktivləşməsinə və CO_2 qazının assimilyasiya sürətlərinin azalmasına gətirib çıxarır. Müxtəlif iqlim şəraitində uyğunlaşmış bir neçə bitki növündə istilik stresi zamanı fotosintezin məhdudlaşdırılması ilə Rubisko aktivazanın termal qeyri-stabilliyi və Rubiskonun aktivləşməsi arasında əlaqə aşkar edilmişdir. İstilik stresi nəticəsində Rubisko aktivazanın strukturunda baş verən dəyişikliklərin Rubiskonun fotosintezin adekvat sürətlərini kataliz etmək üçün tələb olunan səviyyəsindən enərək deaktivləşməsinə gətirib çıxardığı geyd edilir. Digər xloroplast zülalları ilə müqayisədə rubisko aktivaza fermenti termal denaturasiyaya qarşı olduqca həssasdır. Öyrənilən bitkilərin çoxunda Rubiskonun deaktivləşməsi 30-35^{o}C-dən yüksək temperaturda baş verir ki, bu da həmin bitkilərdə Rubisko aktivazanın aktivliyi üçün temperatur optimumuna uyğundur (Carmo-Silva and Salvucci, 2011). Bitkərin istiliyə uyğunlaşmasının mexanizimlərini müəyyən etmək üçün stresə məruz qalan və qalmayan bitkilərdə Rubisko aktivaza fermenti öyrənilmişdir (Kurek et al., 2007). Bitkilərdə Rubisko aktivazanın istiliyə davamlılığını artıran fərqli formalarınnın induksiya olunuduğu bir çox tədqiqatlarda geyd olunmuşdur. Belə ki, ispanaq bitkisində isti şəraitdə alternativ splaysinq yolu ilə 45 kDa izoforma əmələ gəldiyi, normal şəraitdə isə 41 kDa izoformanın yeganə formanın sintez olduğu göstərilmişdir (Crafts- Brandner et al., 1997). Bu tədqiqatlarda *in vitro* uzun izoformanın 45ºC, qısa izoformanın isə təqribən 32ºC-yə qədər temperaturalarda davamlı olduqları göstərilmişdir. Pambıq bitkisində istilik stresi zamanı normal şəraitdə ekspressiya olanan 47 və 43 kDa formalara əlavə olaraq, 46 kDa izoformanın sintez olunduğu göstərilmişdir (Law et al., 2001). Buğda bitkisində Rubiskoaktivaza aktivliyinin istiliyə uyğunlaşması 46 kDa izoformanın miqdarının cüzi azalması, 42 kDa və 41 kDa izoformaların miqdarında isə baş verən böyük artım ilə bağlıdır (Law, Crafts-Brandner, 2001; Ristic et al., 2009). Bu növlərdə həmin izoformaların qarışığının onların aktivliyinin termal stabilliyini *in vitro* şəraitində artırdığı göstərilmişdir (Portis, 2003). Lakin istiliyə qarşı həssaslığına görə fərqlənən müxtəlif izoformalara malik növlərdən fərqli olaraq, tütündə yalnız bir izoformanın sintez olunduğu göstərilsə də (Salvucci et al., 2001), arabidopsisdə oxşar termal stabilliyə malik iki izoforma əmələ gəlir (Kallis et al., 2000).

Rubisko aktivazanın iki formasına malik olan noxud bitkisində qısa forma uzun formaya nisbətən termal denaturasiya və aqreqasiyaya qarşı daha həssasdır. Aktivazanın ispanaq yarpağınıda aşkar edilmiş iki forması haqqında da oxşar nəticələr alınmışdır (Rokka et al., 2001). Anti-aktivaza tütün bitkisinin yetkin yarpaqlarında Rubiskonun miqdarı əhəmiyyətli dərəcədə artır və bu artım yaşlı yarpaqlarda daha çox olur (He et al., 1997). Bu müşahidələr göstərir ki, Rubisko aktivaza fermenti yetkin yarpaqlarda Rubiskonun miqdarına daha çox təsir göstərir. CO_2-nın qatılığının yüksək olduğu şəraitdə Rubiskonun miqdarının azalması bir çox bitki növlərində aşkar edilmişdir. Düyü bitkisində Rubiskonun kiçik subvahidinin geninin expressiyasının səviyyəsi CO_2-nin yüksək qatılığında azalır, lakin həmin şəraitdə Rubisko aktivazanın gennin expressiyasının səviyyəsi isə artır (Fukayama et al., 2009).

Rubisko aktivaza fermentinin stukturu, aktivliyi və zülalını miqdarı istilik stresinin təsirindən asılı dəyişməsi yaxşı öyrənilsə də, quraqlıq və duz sreslərinin təsiri zamanı genlərinin ekspressiyası və zülalların miqdarının dəyişməsi az tədqiq olunmuşdur. Düyü bitkisində su qıtlığına bitkinin verdiyi ilkin cavab kimi 4 gündən sonra rubiskoaktivaza transkriptinin miqdarı artsa da, lakin bu artımın duz stresinə məruz qalmış bitkilərdə 12 gün sonra baş verdiyi qeyd olunur (Wang et al., 2011). Lakin son tədqiqatlar göstərir ki, rubisko aktivaza fermentinin geninin transkriptinin səviyyəsi həm quraqlığın təsiri və quraqlıqdan sonraki bərpa dövründə Kentuki göy otu bitkisinində dəyişmir (Xu et al., 2013). Lakin RCA-nın transkriptinin miqdarının azalması və artması başqa bitki növlərində və/və ya stresin başqa intensivliyində müşahidə edilir (Pelloux et al., 2001). Son dövrlərdə mülayim qurşaqlarda yetişdirilən mədəni taxıllar üçün model bitki kimi istifadə olunan *Brachypodium* bitkisində bu fermentin geninin ekspressiyası və zülalının miqdarının dəyişməsi bizim tərəfimizdən bitkinin inkişafından və eləcə də su və düz streslərinin dərəcəsindən asılı olaraq öyrənilmişdir. Alınan nəticələr göstərmişdir ki, rubisko aktivaza fermentinin kiçik isoformasının miqdarı normal şəraitdə yetişdirilmiş bitkilərdə uzun isoformaya nisbətən çox olur. Lakin su və duz stresinə məruz qalmış bitkilərdə stresin müddətindən asılı olaraq uzun isoformanın miqdarı qısa izoformaya nisbətən artır. Rubisko aktivazanın geninin traskripsiya səviyyəsi yarpaqların müxtəlif yaruslarında kəskin dəyişmir. Lakin ilkin cücərti-

lərdə onun geninin ekspressiyası su stresının təsirindən azalır (Bayramov, Guliyev, 2014).

Soya bitkisində göstərilmişdir ki, rubisko aktivaza fermentinin hər iki izoformasının geninin ekspressiya səviyyəsi ilə rubiskonun aktivliyi və onun dən məhsuldarlığı arasında müsbət korelyasiya vardır (Yin et al., 2010). Eləcə də son tədqiqatlarda qarğıdalı bitkisində mol.küt. 45–46 kDa olan rubisko aktivaza zülalının miqdarı ilə bitkinin məhsuldarlığı arasındakı müsbət korrelyasiya olduğu göstərilmişdir (Yin et al., 2014). Bu isə əvvələr yüksək məhsuldarlığa malik qarğıdalı sotrlarında az məhsuldar sortlara nisbətən rubisko aktivaza fermentinin yüksək fəallığa malik olduğunu göstərən nəticəyə uyğun gəlir. Belə bir hipotez irəli sürmək olar ki, rubisko aktivazanın endogen səviyyələri supraoptimal temperaturlarda bitkinin məhsuldarlığında mühüm rol oynaya bilər və Rubisko aktivaza zülalının istiliklə tənzimlənən səviyyələri və yaxud yeni rubisko aktivaza izoformalarının sintezi dənli bitkilərə istilik stresi zamanı məhsuldarlığı yüksək səviyyədə saxlamaq üçün zəruri olan fotosintezin yüksək səviyyəsini təmin edir.

ƏDƏBIYYAT

Andersson I, Backlund A (2008) Structure and function of Rubisco. *Plant Physiol Biochem.,* **46:** 275-291.

Ayala-Ochoa A., Vargas-Suárez M., Loza-Tavera H. et al. (2004) Inmaize, two distinct ribulose 1,5-bisphosphate carboxy-lase/oxygenase activase transcripts have different day/night patternsof expression. *Biochimie,* **86:** 439-449.

Bayramov Sh., Guliyev N. (2014) Changes in Rubisco activase gene expression and polypeptide content in Brachypodium distachyon. *Plant Physi. and Biochem*. **81:** 61-66.

Crafts-Brandner S.J., Salvucci M.E. (2000) Rubisco activase constrainsthe photosynthetic potential of leaves at high temperatureand CO_2. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* **97:** 13430-13435.

Crafts-Brandner S.J., Salvucci M.E. (2002) Sensitivity of photosynthesisin a C4 plant, maize, to heat stress. *Plant Physiol.*, 129: 1773–1780.

Crafts-Brandner S.J., Salvucci M.E. (2004) Analyzing the impact ofhigh temperature and CO_2 on net photosynthesis: biochemical mechanisms, models and genomics. *Field Crop Res.,* **90:** 75–85.

Crafts-Brandner S.J, Van de Loo F.J, Salvucci M.E (1997) The two forms of Rubisco activase differ in sensitivity to elevated temperature. *Plant Physiol.,* **114:** 439-444.

Edmondson D.L, Badger M.R, Andrews T.J. (1990) A kinetic characterization of slow inactivation of ribulosebisphosphate carboxylase during catalysis. *Plant Physiol*., **93:** 1376–1382.

Ellis R.J. (1979) Most abundant protein in the world. *Trends in Biochemical Sciences,* **4:** 241–244.

Eckardt N.A., Snyder G.W., Portis A.R., Ogren W.L. (1997) Growth and photosynthesis under high and low irradiance of *Arabidopsis thaliana* antisense mutants with reduced ribulose-1,5-bisphosphate carboxy-lase/oxygenase activase content.*Plant Physiol.*, **113:** 575-586.

Feller U., Crafts-Brandner S.J., Salvucci M.E. (1998) Moderately high temperatures inhibit ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) activase-mediated activation of Rubisco. *Plant Physiol.,* **116:** 539–546.

Fukayama H., Ueguchi C., Nishikawa K., Katoh N., Ishikawa C., Masumoto C., HatanakaT., Misoo.S. (2012) Overexpression of Rubisco activase decreases thephotosynthetic CO2 assimilation rate by reducing Rubisco content in rice leaves. *Plant Cell Physiol*., **53:** 976-986.

He Z.L., von Caemmerer S., Hudson G.S., Price G.D., Badger M.R., Andrews T.J. (1997) Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activase deficiency delays senescence of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase but progressively impairs its catalysis during tobacco leaf development. *Plant Physiol*., **115:** 1569-1580.

Henderson J.N., Kuriata A.M., Fromme R., Salvucci M.E., Wachter R.M. (2011) Atomic resolution X-raystructure of the substrate recognition domain of higher plant ribulose-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) activase. *Journal of Biological Chemistry,* **286:** 35683–35688.

Law R.D., Crafts-Brandner S.J.(2001) High temperature stress increases the expression of wheat leaf ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/ oxygenase activase protein. *Arch. Biochem. Biophys*., **386:** 261-267.

Law R.D., Crafts-Brandner S., Salvucci M.E. (2001) Heat stres induces synthesis of a new form of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activase in cotton leaves. Planta 214: 117–125.

Lorimer G.H, Miziorko H.M. (1980) Carbamate formation on thee-amino group of a lysyl residue as the basis for the activation ofribulose bisphosphate carboxylase by CO_2 and Mg^{2+}. *Biochemistry,* **19:** 5321–5328.

Osmond C.B. and Grace S.C. (1995) Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? *J. Exp Bot.,* **46:** 1351-1362.

Mate C.J., von Caemmerer S., Evans J.R., Hudson G.S., Andrews T.J. (1996) The relationship between CO_2 assimilation rate, Rubisco carbamylation and Rubisco activase content inactivase-deficient transgenic tobacco suggests a simple modelof activase action. *Planta*, **198:** 604-613.

Parry M.A.J., Andralojc P.J., Mitchell R.A.C., Madgwick P.J., Keys A.J. (2003) Manipulation of Rubisco: the amount, activity, function and regulation.*J Exp Bot.,* **54:** 1321–1333

Parry M.A.J, Keys A.J, Madgwick P.J, Carmo-Silva A.E, Andralojc P.J. (2008) Rubisco regulation: a role for inhibitors. *J Exp Bot.*, **59:** 1569–1580.

Parry M.A.J., Reynolds M., Salvucci M.E., Raines C., Andralojc P.J., Zhu X.-G., Price G.D., Condon A.G., Furbank R.T. (2011) Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. *J. Exp Botany*, **62:** 453-467.

Pelloux J., Jolivet Y., Fontaine V., Banvoy J., Dizengremel P. (2001) Changes in Rubisco and Rubisco activase gene expression and polypeptide content in Pinus halepensis M. subjected to ozone and drought. *Plant Cell Environ*., **24:** 123-131.

Portis A.R. (2003) Rubisco activase – Rubisco's catalytic chaperone. *Photosynth Res*., **75**: 11-27.

Portis A.R, Salvucci M.E. (2002) The discovery of Rubisco activase-yet another story of serendipity. *Photosynth Res.,* **73:** 257–264.

Portis A.R., Li C.C., Wang D.D., Salvucci M.E. (2008) Regulation ofRubisco activase and its interaction with Rubisco. *J Exp Bot.,* **59:**1597–1604.

Kurek I., Thom K.C., Bertain S.M., Madrigal A., Liu L., Lassner M.W., Zhu G. (2007). Enhanced thermostability of Arabidopsis Rubiscoactivase improves photosynthesis and growth rates under moderateheat stress. *The Plant Cell*, **19:** 3230–3241.

Ristic Z., Momcilovic I., Bukovnik U., Prasad P.V.V., Fu J., Deridder B.P., Elthon T.E., Mladenov N. (2009) Rubisco activase and wheat productivity under heat-stress conditions. *J. Exp. Bot.,* **60:** 4003–4014.

Robinson S.P., Portis A.R. (1989) Adenosine triphosphate hydrolysis by purified Rubisco activase. *Arch. Biochem. Biophys*., **268**: 93–99.

Rokka A., Zhang L., Aro E.-M. (2001) Rubisco activase: an enzymewith a temperature-dependent dual function? *Plant J*., **25:**463–471.

Rundle S.J., Zielinski R.E. (1991) Organization and expression of twotandemly oriented genes encoding ribulosebisphosphate carboxylase/oxygenase activase in barley. *J. Biol. Chem*., **266**: 4677-4685.

Salvucci M.E. (1992) Subunit interactions of Rubisco activase:Polyethylene glycol promotes self-association, stimulates ATPase and activation activities, and enhances interactionswith Rubisco. *Arch. Biochem. Biophys*., **298:** 688-696.

Salvucci M.E., Portis A.R., Ogren W. (1985) A soluble chloroplastprotein catalyzes ribulosebisphosphate carboxylase/oxygenase activation in vivo. *Photosynth Res.*, **7**: 193-201.

Salvucci M.E., Werneke J.M., Ogren W.L., Portis A.R. (1987) Purification and species distribution of Rubisco activase. *Plant Physiology*, **84**: 930–936.

Salvucci M.E., van de Loo F.J., Stecher D.(2003) Two isoforms ofRubisco activase in cotton, the products of separate genes notalternative splicing. *Planta*, **216**: 736-744.

Salvucci M.E., Crafts-Brandner S.J. (2004) Relationship between the heat tolerance of photosynthesis and the thermal stability of Rubisco activase in plants from contrasting thermal environments. *Plant Physiology*, **134:** 1460–1470.

Spreitzer R.J., Salvucci M.E. (2002) Rubisco: structure, regulatoryinteractions, and possibilities for a better enzyme. *Annu. Rev. Plant Biol*., **53:** 449–475.

Stitt M., Schulze E.-D. (1994) Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology. *Plant, Cell and Environment*, **17:** 465–487.

Stotz M., Mueller-Cajar O., Ciniawsky S., Wendler P., Hartl F.U., Bracher A., Hayer-Hartl M. (2011) Structure of green-typeRubisco activase from tobacco. *Nat. Struct. Mol. Biol*., **18:**1366-1378.

Tabita F.R. (1999) Microbial ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase: a different perspective. *Photosynthesis Research,* **60:**1–28.

To K.Y., Suen D.F., Chen S.C.G. (1999) Molecular characterizationof ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activasein rice leaves. *Planta*, **209**: 66-76.

von Caemmerer S., Hendrickson L., Quinn V. et al. (2005) Reductionsof Rubisco activase by antisense RNA in the C4 plantFlaveria bidentis reduces Rubisco carbamylation and leaf photosynthesis. *Plant Physiol*., **137:** 747-755.

Yamori W., von Caemmerer S. (2009) Effect of Rubisco activasedeficiency on the temperature response of CO2 assimilation rateand Rubisco activation state: insights from transgenic tobaccowith reduced amounts of Rubisco activase. *Plant Physiol*., **151:** 2073–2082.

Yamori W., Masumoto C., Fukayama H., Makino A. (2012) Rubiscoactivase is a key regulator of non-steady-state photosynthesis at any leaf temperature and to a lesser extent of steady-state photosynthesis at high temperature. *Plant J*., **71**:

871-880.

Yin Z., Meng F., Song H., Wang X., Xu X., Yu D. (2010) Expression quantitative trait loci analysis of two genes encoding Rubisco activase in soybean. *Plant Physiol*.,**152**: 1625–1637.

Yin Z., Zhang Z., Deng D., Chao M., Gao Q., Wang Y., Yang Z., Bian Y., Hao D. and Chenwu X. (2014) Characterization of Rubisco Activase genes in maize: an α-isoform gene functions alongside a β-isoform gene. *Plant Physiol*., **164:** 2096-2106.

Wang D., Portis A.R. (2006) Increased sensitivity of oxidized large isoform of Rubisco activase to ADP inhibition is due to an interaction between its carboxyl-extension and nucleotidebinding pocket. *Journal of Biological Chemistry*, **281**: 25241–25249.

Wang Z.Y., Snyder G.W., Esau B.D., Portis A.R., Ogren W.L. (1992) Species-dependent variation in the interaction of substrate-boundribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/ oxygenase (Rubisco) and Rubisco activase. *Plant Physiol*., **100:** 1858-1862.

Wang Ji., K., Sun Y., Lou W. Q., Mei H., Shen S., Chen H. (2011) Drought-responsive mechanisms in rice genotypes with contrasting drought tolerance during reproductive stage. *J. Plant Physiol*., **169:** 336-344.

Wang D., Li X.F., Zhou Z.J., Feng X.P., Yang W.J., Jiang D.A. (2010) Two Rubisco activase isoforms may play different roles in photosynthetic heat acclimation in the rice plant. *Physiol Plant.,* **139**:55–67.

Werneke J.M., Chatfield J.M., Ogren W.L (1989) Alternative mRNA splicing generates the two ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase activase polypeptides in spinach and Arabidopsis. *Plant Cell,* **1:** 815-825.

Whitney S.M., Houtz R.L., Alonso H. (2011) Advancing our understanding and capacity to engineer nature's CO_2-sequestering enzyme, Rubisco. *Plant Physiol*., **155**: 27–35.

Xu L., Yu L., Han J., Huang B. (2013) Photosynthesis enzyme activities and gene expression associated with drought tolerance and post-drought recovery in Kentucky bluegrass. *Environ. Exp. Bot.,* **89**: 28-35.

Zhang N., Kallis R.P., Ewy R.G., Portis A.R. (2002) Light modulation of Rubisco in Arabidopsis requires a capacity forredox regulation of the larger Rubisco activase isoform. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99**: 3330-3334.

Zhu X.-G., Long S.P., Ort D.R. (2010). Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annual Review of Plant Biology*, **61:** 235-261.

Рубиско Активаза: Структура, Экспрессия И Регуляторная Роль

Ш.М.Байрамов

Институт ботаники НАНА

Рибулозо-бисфосфат карбоксилаза/оксигеназа (Рубиско) активаза способствует отсоединению ингибиторов, сильно связанных с активными центрами Рубиско, за счет энергии гидролиза АТФ и, тем самым, играет существенную роль в регуляции фотосинтеза в растениях. Рубиско активаза играет важную роль в регуляции роста растений, участвуя в катализе реакции актирования самого распространенного в природе фермента – Рубиско, который катализирует первичную реакцию фотосинтетической ассимиляции CO_2. В обзоре обсуждается роль Рубиско активазы в восстановлении каталитической активности Рубиско, ее структурно-функциональное строение, механизм регуляции экспрессии генов изоформ и содержания белка в зависимости от циркадного цикла и теплового стресса. Обсуждается также возможная роль Рубиско активазы в повышении эффективности фотосинтеза для увеличения продуктивности зерновых растений.

Ключевые слова: *Фотосинтез, Рубиско, Рубиско активаза, изоформа, экспрессия, регуляция, тепловой стресс*

Rubisco Activase: Structure, Expression And Regulation Role

S.M. Bayramov

Institute of Botany, ANAS

Ribulose-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) activase uses the energy from ATP hydrolysis to remove tight binding inhibitors from Rubisco, thus playing a key role in regulating photosynthesis in plants. Being one of the most common enzymes in the nature Rubisco activase activates Rubisco, which is the catalizator of the primary reaction of CO_2 assimilation and plays an important role in the regulation of plant growth. The review provides information on the role of Rubisco activase in the recovery of Rubisco catalytic activity, structural and functional composition of the enzyme, duirnal changes of the gen expression and protein amount as well as regulation mechanisms under stress. The possible role of Rubisco activase in increasing photosynthetic efficiency to improve plant productivity has also been discussed.

Key words: *Photosynthesis,Rubisco, Rubisco activase, isoform, expression, regulation, heat stress*